ADANSONIA, sér. 2, 13 (3) : 273-287, 1973.

CROISSANCE ET FLORAISON DE LA GESNÉRIACÉE AFRICAINE *EPITHEMA TENUE* C. B. CLARKE

par F. HALLÉ et A. DELMOTTE

RÉSUMÉ : Chez *Epithema tenue*, une Gesnériacée africaine, contrairement à ce que l'on observe chez des *Streptocarpus* monophylles, la feuille qui supporte l'inflorescence n'est pas un cotylédon, mais la feuille 3. On a tenté de mettre en parallele les étapes de la morphogénèse et le rythme saisonnier; ce dernier est d'une particulière importance, compte tenu de l'absence de sol dans les habitats naturels de l'espèce.

L'origine de l'inflorescence terminale, issue d'une crypte méristématique ouverte sur la feuille 3, a été particulièrement étudiée. Le caractère le plus original de *Epithema tenue* est la coexistence de plantes fertiles de très petites dimensions et de grandes plantes stériles : une explication est proposée.

SUMMARY: Contrary to some unifoliate species of *Streptocarpus*, in *Epithema tenue*, an African Gesneriad, the flower-bearing leaf is not a cotyledon, but the third leaf. An attempt is made to draw a parallel between the main stages of the plant morphogenesis, and the seasonal changes, the latter being of special importance on account of the lack of soil in the natural habitat.

The origin of the terminal inflorescence, growing from a crypt gaping on the third leaf, is stressed. The quaintest character of *Epithema tenue* is the possibility for a minute plant to be flowering, whereas a big plant, side by side with the first one, remain sterile: an explanation is propounded.

*
* *

Epithema tenue est le seul représentant africain d'un genre d'Asie tropicale qui compte, d'après FRITSCH (1897), six espèces réparties entre Ceylan, Java, Sumatra et les îles de la Sonde.

QUELQUES DONNÉES ÉCOLOGIQUES

En Afrique, *Epithema tenue* occupe une aire très vaste, comprenant la Guinée, la Sierra Leone, le Liberia, la Côte d'Ivoire, le Cameroun et Fernando Po, l'Ouganda, le Gabon, le Congo et le Zaïre (fig. 1). En dépit de cette vaste répartition, l'espèce, inféodée à des conditions écologiques très particulières, n'est jamais abondante, et n'occupe que des surfaces restreintes. On la trouve principalement dans les éboulis rocheux en forêt montagnarde; à basse altitude, elle se trouve limitée à des stations forestières particulièrement sombres et humides, dans des zones d'embruns de chutes d'eau, ou dans l'entrée des grottes.

Source : MNHN, Paris

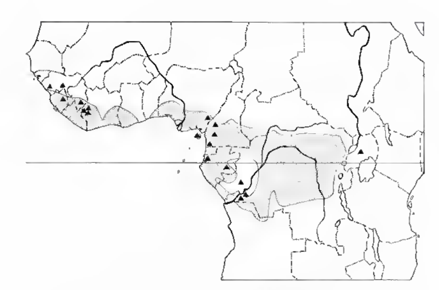


Fig. 1 — Carte de répartition de **Epithema tenue** C.B. Clarke.
En gris : la forêt tropicale humide.

A 65 km au Sud-Ouest de Kinshasa, la rivière Inkisi, affluent du Congo, présente, à la hauteur du village de Zongo, un système de puissantes chutes. La vallée de l'Inkisi abrite, à cet endroit, une relique de forêt humide contrastant avec les paysages de savanes qui prédominent dans cette région du Bas Congo. Cette forêt a pu se maintenir à la faveur du profond encaissement de la vallée et grâce aux embruns qui recouvrent une zone d'éboulis rocheux, vaste de plusieurs hectares, en aval des chutes.

Dans la forêt qui entoure les chutes de Zongo, des peuplements d'*Epithema tenue* nous ont permis d'observer le remarquable mode de croissance de cette espèce. Quelques observations complémentaires ont été faites dans d'autres régions du Bas Congo : grottes de Thysville, sur la route Kinshasa-Matadi, et grottes de Meyah, dans la forêt de Bangou, à 100 km au Nord-Est de Brazzaville — ainsi qu'en Côte d'Ivoire : Mont Tonkouy, Mont Momi.

a) ORIENTATION DES PEUPLEMENTS

Les peuplements d'*Epithema tenue* sont installés sur des supports verticaux, flancs de rochers ou bases de troncs, probablement parce que cette espèce ne tolère pas d'être recouverte par une litière de feuilles mortes. L'orientation des peuplements est déterminée par la direction de l'éclairement, qui provient surtout de la réverbération horizontale due aux chutes; des mousses très abondantes, des Hépatiques, des Bégonias, des Hyménophyllacées occupent, conjointement avec la Gesnériacée, ces biotopes dont le caractère le plus remarquable est l'absence de sol (Pl. 2, A et B).

Source : MNHN, Paris





Pl. 2. — Deux peuplements naturels de **Epithema tenue** dans la région montagneuse de la Côte d'Ivoire occidentale, au Mont Momi (A), et au mont Tonkouy (B).

Source : MNHN, Paris

b) COMPOSITION DES PEUPLEMENTS

L'analyse des peuplements d'*Epithema tenue* révèle un fait original : ils sont composés de deux types de plantes, les unes portant des fleurs, les autres stériles, *la présence ou l'absence de fleurs étant, dans une très large mesure, indépendante de la dimension des plantes.*

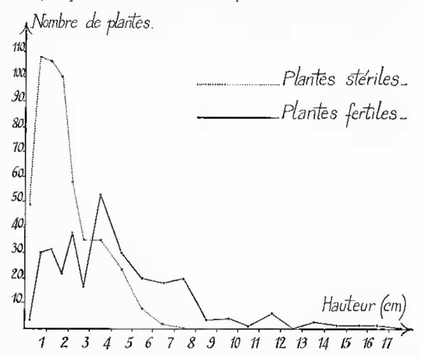


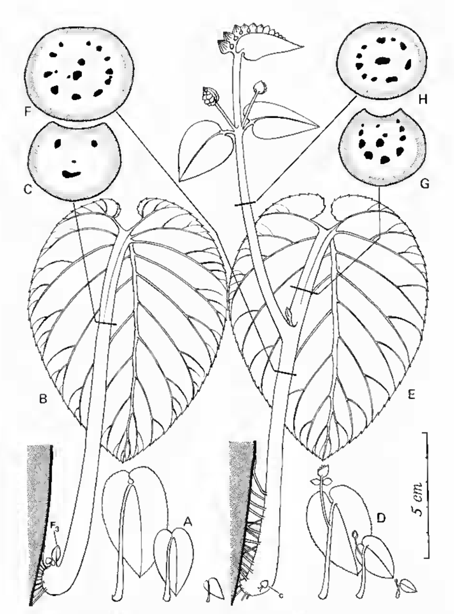
Fig. 3. — La distribution de la fertilité suivant les différentes classes de dimensions des plantes. Ce relevé concerne un peuplement de 2 m², groupant 827 plantes. Chutes de Zongo, Zaïre, avril 1971.

On trouve ainsi, côte à côte, de petites plantes stériles hautes de quelques millimètres, de grandes plantes stériles qui atteignent une dizaine de centimètres, de petites plantes fertiles et de grandes plantes fertiles (voir Pl. 4, où les différentes plantes sont représentées à la même échelle).

Un relevé effectué en avril 1971 (fig. 3) montre la distibution de la fertilité suivant les différentes classes de dimensions; la plupart des plantes observées ont 2 à 6 cm de hauteur, ce qui correspond à la zone moyenne du graphique, dans laquelle la fertilité d'une plante donnée ne dépend pas de ses dimensions. Il n'en va pas de même pour les plantes les plus petites, qui sont en général stériles, ni pour les plus grandes, toujours fertiles.

Précisons que le peuplement n'est pas toujours homogène, et qu'il peut comporter des « taches fertiles » et des « taches stériles » présentant, les unes comme les autres, des individus de dimensions variées.

Source : MNHN, Paris



Pl. 4. — La plante stérile (A à C) et la plante fertile (D à H). Un même peuplement comporte de petites plantes stériles (A), de grandes plantes stériles (B, noter l'apparition de la feuille 3), de petites plantes fertiles (D) et de grandes plantes fertiles (E; noter la persistance du petit cotylédon à la base de la plante). C, F, G et H schématisent les coupes anatomiques pratiquées à divers niveaux des deux types de plantes; en noir : la vascularisation. — Chutes de Zongo, Zaïre, 1971.

Source : MNHN, Paris

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

L'étude morphologique a permis d'établir les relations qui unissent les deux types de plantes et de comprendre, au moins dans ses grandes lignes, le mode de croissance de l'espèce.

a) LA PLANTE STÉRILE

La plante stérile (Pl. 4, A à C) se présente sous la forme d'une feuille unique, au limbe cordé, surmontant un axe de quelques millimètres de longueur, fixé au substrat par des racines adventives.

La comparaison des divers stades de croissance permet d'affirmer que cette feuille unique est un cotylédon. Le second cotylédon, d'un diamètre de 1 mm environ, est encore visible à la base de la plante, parmi les racines adventives (4 B).

On sait que la tendance à l'anisocotylie est une des nombreuses particularités de la famille des Gesnériacées (HILL, 1938; JOSHI, 1938; SCHENK, 1942). Pour BURTT (1970), la croissance indéfinie d'un cotylédon, caractéristique des Gesnériacées de l'Ancien Monde, compenserait dès la germination, par une augmentation rapide de la surface photosynthétisante, l'absence presque complète de réserve séminale.

La partie basale de la plante stérile présente, entre les deux cotylédons, deux méristèmes latents; l'un est axillaire au cotylédon accrescent, l'autre constitue l'apex de la plante. Cet apex n'a qu'un développement très limité; chez les individus les plus petits, le méristème apical édifie une émergence tissulaire peu différenciée, haute d'un millimètre environ; chez les plus grands, il donne naissance à une petite feuille f3, orientée comme le grand cotylédon, et qui présente, au sommet de la face adaxiale de son pétiole une dépression de forme conique; l'histologie très particulière de cette région, et son rôle dans l'organogénèse de la plante, ont été étudiées plus loin.

b) LA PLANTE FERTILE

La plante fertile (Pl. 4, D et E) se présente elle aussi sous la forme d'une feuille unique, semblable au cotylédon accrescent de la plante stérile, mais dont le pétiole émet, dans sa partie supérieure, un axe dressé porteur d'une inflorescence terminale scorpioïde (4E).

Plusieurs Gesnériacées africaines présentent ainsi un appareil végétatif réduit à une feuille unique : *Acanthonema strigosum* Hook f., de la Nigeria et du Cameroun, *Trachystigma manii* C.B. Cl., du Gabon, et plusieurs espèces du genre *Streptocarpus*, comme *S. phaeotrichus* Chiov. ex B.L. Burtt, d'Ethiopie (HILLIARD et BURTT, 1971). Cette architecture est décrite par HILL (1938) comme archaïque, mais nous préférons, avec JOSHI (1938) et BURTT (1970) la considérer comme extrêmement spécialisée.

Contrairement à ce que l'on observe chez les *Streptocarpus* monophylles, la feuille unique de la plante fertile, chez *Epithema tenue*, n'est pas un cotylédon. On trouve à la base de toute plante fertile, quelles que soient

Source : MNHN, Paris

ses dimensions, une zone de tissus nécrosés, diamètralement opposée au petit cotylédon, qui représente la base du grand cotylédon disparu (fig. 5). La feuille qui supporte l'inflorescence est, en fait, la feuille 3.

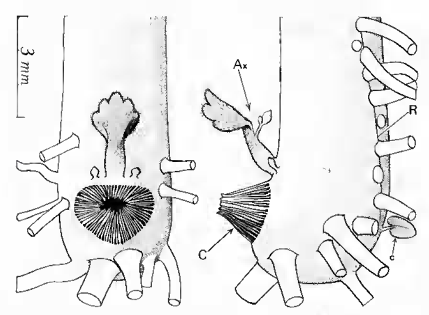


Fig. 5. — La partie basale de la plante fertile, montrant la génératrice racinaire (*R*), le petit cotylédon persistant (*c*), la zone nécrosée (*C*) constituant la base du grand cotylédon disparu, et le complexe axillaire de ce grand cotylédon (*Ax*).

L'ensemble de ces observations, confirmées par des expériences de mise en culture, nous permet de décrire maintenant les principales étapes de l'organogénèse.

ÉTUDE DE L'ORGANOGÉNÈSE

a) GERMINATION

L'embryon, observé par dissection de la graine, présente des cotylédons égaux (Pl. 6 A). Après une période de dormance qui, dans l'exemple étudié, s'est prolongée pendant une centaine de jours, une plantule isocotylée apparaît. En plaçant les graines, dès leur extraction du fruit mûr, dans une étuve sèche à 60° C pendant 72 heures, la germination a pu être obtenue en 30 jours.

La tendance à l'anisocotylie, déjà mentionnée, se manifeste alors que la plantule ne mesure encore que 3 mm de hauteur (Pl. 6 E).

Le cotylédon accrescent est-il prédéterminé dans la graine? Au contraire, se trouve-t-il déterminé, après la germination, sous l'influence des

Source : MNHN, Paris

gradients écologiques (éclairement, pesanteur) auxquels est soumise la plantule? Nous n'avons pu trancher entre ces deux hypothèses; les orientations variées du cotylédon accrescent, observées dans les cultures (Pl. 6 F) semblent plaider en faveur d'une prédétermination.

b) CROISSANCE DE LA PLANTE STÉRILE

Le grand cotylédon poursuivant sa croissance, on obtient une plante stérile, conforme à la planche 4 B. Cette croissance cotylédonaire n'est possible que pendant la saison des pluies, de fin septembre à fin mai dans le Bas Congo, ce qui rend compte des importantes variations, déjà signalées, dans les dimensions des plantes stériles : celles dont l'apparition remonte au début des pluies auront atteint de grandes dimensions lors de la saison sèche, tandis que les plantules apparues en avril n'auront, à la même époque, que quelques millimètres de hauteur.

Quelles que soient les dimensions atteintes, l'arrivée de la saison sèche (fin mai) marque la fin de la croissance cotylédonaire, bientôt suivie de la disparition du grand cotylédon. En juin, les dernières traces d'humidité permettent un léger développement de la feuille 3, proportionnel au développement de la plante elle-même. Chez les plus grandes plantes stériles, la feuille 3 atteint un diamètre de 3-4 cm; c'est dans cet état (fig. 7, A et B) que la plante subit la saison sèche, longue de quatre mois, et localement aggravée par l'absence de sol sur les parois rocheuses.

Peut-être l'arrêt de croissance de la feuille 3 est-il dû à des causes internes, plutôt qu'à la sècheresse : récoltées au début de la saison sèche, et cultivées à l'humidité, ces jeunes plantes stériles (Pl. 7 B) se développent rarement, et fort peu.

c) ORIGINE DE L'INFLORESCENCE

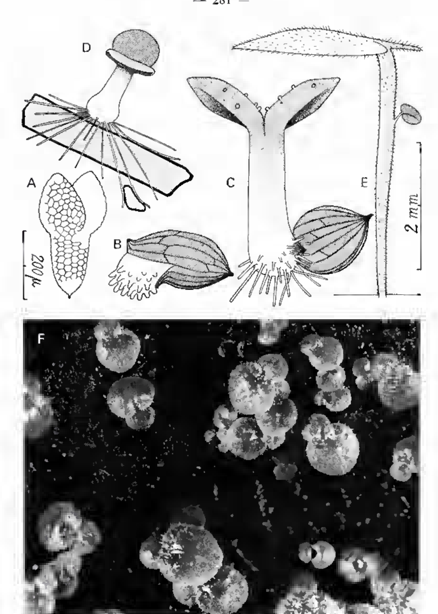
La structure de la feuille 3 est remarquable; ainsi qu'il a été dit plus haut, elle présente, au sommet de la face adaxiale de son pétiole, une dépression dont la figure 7 D montre la forme.

Cette dépression, protégée par une touffe de longs poils, donne accès à des tissus méristématiques dont la présence à ce niveau peut être interprétée comme résultant d'une soudure entre l'apex de la plante et le pétiole de la feuille 3. La présence d'un axe le long du pétiole 3 est marquée intérieurement par une vascularisation renforcée (fig. 4 C et 4 F), et extérieurement par une génératrice de racines adventives qui assurent à la plante fertile une alimentation hydrique et minérale renforcée (fig. 4 E et 5). Cette génératrice fait évidemment défaut à la plante stérile (4 B).

Selon la terminologie établie par KWITON JONG (1970) et utilisée par HILLIARD et BURTT (1971) pour le genre *Streptocarpus*, l'ensemble de la feuille 3 et de l'axe auquel elle se trouve soudée est un « phyllomorphe ».

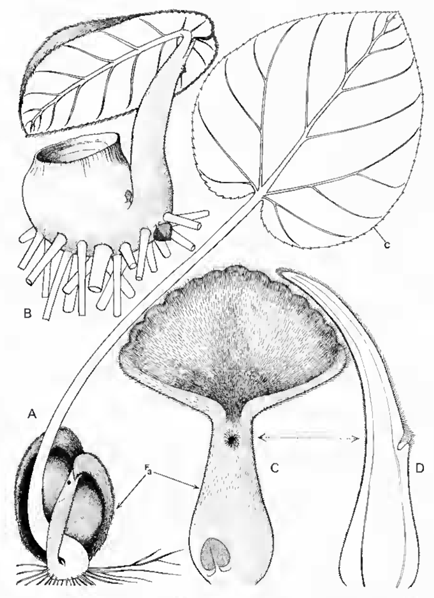
Lors de la saison sèche (fig. 8), tandis que le méristème axillaire (*m*) de la feuille 3 reste figé à un stade précoce, antérieur à toute organogénèse, le méristème apical (M) de la plante a déjà édifié un segment d'axe de 500μ de hauteur, libre de toute soudure avec la feuille 3, et portant les ébauches des

Source : MNHN, Paris



Pl. 6. — Les débuts de l'organogénèse : A, l'embryon, observé par dissection de la graine et élimination de l'albumen; B et C, deux stades de la germination; D, la plantule se fixe à des fragments végétaux par les poils unicellulaires issus de sa base; E, apparition de l'anisocotylie; F, photographie d'un semis, montrant divers stades de l'apparition de l'anisocotylie. L'orientation variable du cotylédon accrescent amène à penser que ce dernier est prédéterminé dans la graine, et que le sens de l'anisocotylie n'est pas sous la dépendance de facteurs écologiques. (Photo Barbry 1973).

Source : MNHN, Paris



Pl. 7. — La plante stérile lors de la saison sèche : **A**, tandis que les tissus adultes du grand cotylédon se dessèchent dans les quelques semaines qui suivent les dernieres pluies, les tissus jeunes de la feuille 3 supportent sans dommage les quatre mois de saison sèche; **B**, aspect de la jeune plante après la chute du grand cotylédon; **C**, la feuille F_3 vue par sa face supérieure montrant, à la base du limbe, la dépression qui renferme le méristème apical de la plante : **D**, coupe longitudinale de la feuille F_3, montrant la forme de la dépression méristématique apicale.

Source : MNHN, Paris

feuilles 4 et 5. Le développement ultérieur de ce segment d'axe donnera l'inflorescence terminale.

d) FLORAISON, MULTIPLICATION VÉGÉTATIVE

Au retour des pluies, à la fin de septembre dans le Bas Congo, la feuille 3 reprend sa croissance; cette feuille atteint des dimensions très variées, en accord avec celles de la plante elle-même à la fin de la précédente saison humide : une grande plante stérile édifiera, aprés le retour des pluies, une feuille 3 pouvant atteindre 10 cm de hauteur, tandis qu'une petite plante stérile donnera, à la même époque, une feuille 3 dont la hauteur n'excède pas quelques millimètres.

Dans tous les cas, la feuille 3 porte, à la partie supérieure de son pétiole, un axe inflorescentiel issu de la dépression méristématique signalée plus haut (Pl. 7C et 7D, Pl. 8). Ceci reste vrai quelles que soient les dimensions atteintes par cette feuille 3 : c'est là un des caractères les plus remarquables de la morphogénèse d'*Epithema tenue*.

L'aspect de la plante en pleine floraison est visible sur la planche 9; la floraison est terminale, mais chez les pieds les plus robustes, des inflorescences supplémentaires apparaissent aux aisselles des feuilles 3, 4 et 5 (voir Pl. 4E), ainsi qu'à l'aisselle du grand cotylédon disparu (fig. 5).

Nous avons noté, en Côte d'Ivoire et au Congo, l'apparition de fleurs à corolle épanouie, de couleur bleu pâle (Pl. 9B); dans la plupart des fleurs, cependant, le calice reste clos; il ne s'ouvre qu'après l'autofécondation, pour la libération des graines. La cléistogamie est donc fréquente chez *Epithema tenue*, comme chez certaines autres Gesnériacées.

La prépondérance de l'autofécondation dans cette espèce est probablement à mettre en relation avec sa variabilité, et avec la disposition par « taches » homogènes constatée dans les peuplements; chaque « tache » représente peut-être la descendance d'un individu.

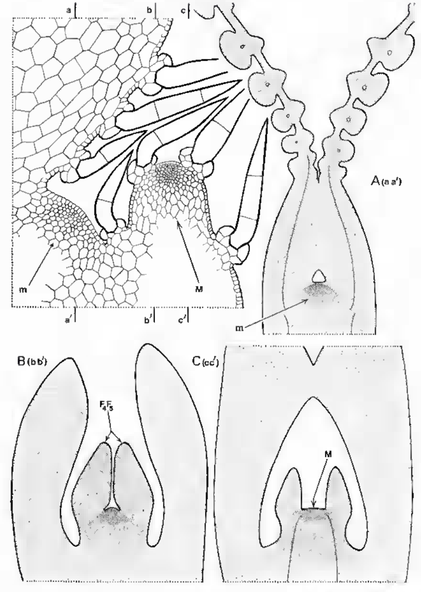
Comme il est de règle chez les Gesnériacées, la multiplication végétative est aisée; la plante peut être multipliée par bouturage de racine, de fragment de pétiole ou de limbe. Nous avons obtenu, à partir de fragments de limbe, l'enracinement en 20 jours, l'apparition de feuilles de type « phyllomorphe » (Kwiton Jong) en 60 jours et, en 100 jours environ, la floraison cléistogame.

REPRÉSENTATION SCHÉMATIQUE DES RÉSULTATS

Les résultats obtenus sont groupés, sous forme schématique, dans la figure 10, qui présente, en parallèle, la structure de la plante (fig. 10 A à E) et son comportement au cours du cycle saisonnier dans le Bas Congo (fig. 10 F à H).

Epithema tenue est normalement une espèce bisannuelle; il est possible, cependant, que les méristèmes axillaires des cotylédons lui permettent de reprendre sa croissance lors d'une troisième saison des pluies, voire d'une quatrième.

Source : MNHN, Paris



Pl. 8. — Histologie de la dépression méristématique apicale lors de la saison sèche, de fin mai à fin septembre dans le Bas Congo. La dépression est vue ici en coupe longitudinale (fort grossissement) et selon trois plans transversaux passant : **A**, par le méristème axillaire (*m*) de la feuille 3; **B**, par les sommets des feuilles 4 et 5; **C**, par le méristème apical (M) de la plante. (M) occupe le sommet d'un segment d'axe libre d'environ 500 µ de hauteur.

Source : MNHN, Paris





Pl. 9. — La floraison chez **Epithema tenue** C.B. Clarke : A, deux pieds fertiles parmi les Sélaginelles. Mont Tonkouy, Côte d'Ivoire; B, une corolle épanouie, de couleur bleu pâle : si la cléistogamie est générale dans cette espèce, elle n'est cependant par constante. Grottes de Meyah, forêt de Bangou, Kindamba, Congo.

Source : MNHN, Paris

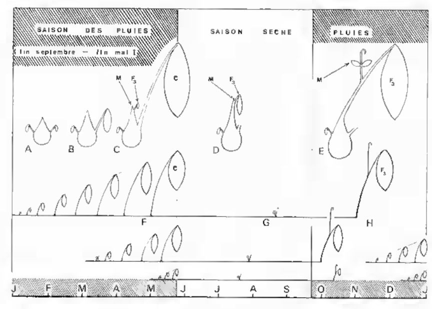


Fig. 10. — Schéma récapitulatif mettant en parallèle la structure de la plante (A à E) et son comportement au cours du cycle saisonnier (F à H) : A, plantule à cotylédons égaux; B, apparition de l'anisocotylie; C, apparition de la feuille 3; D, disparition du grand cotylédon; E, développement complet de la feuille 3 et floraison apicale; F, saison des pluies : la germination ayant lieu à des époques variées, les plantes atteignent des dimensions variées lorsqu'arrive la saison sèche, à la fin de mai. Les plantes n'ayant pas subi la saison sèche sont toutes stériles; G, saison sèche : après la disparition du grand cotylédon, la plante se trouve réduite à une ébauche de feuille 3 de quelques millimètres de hauteur; la croissance est arrêtée pendant quatre mois; H, retour des pluies : le développement complet de la feuille 3 redonne à la plante les dimensions atteintes lors de la précédente saison humide; les plantes, ayant subi une saison sèche, sont maintenant toutes fertiles. La production de graines s'étendant sur plusieurs mois, les germinations ont lieu à des époques variées. Chutes de Zongo, Bas Congo, Zaïre.

De nouvelles observations *in situ* seraient nécessaires pour préciser la biologie de cette espèce très remarquable, mais peu fréquente, et limitée à des stations d'accès souvent malaisé.

Bibliographie

Fritsch, K, — *Gesneriaceae*, Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Engler & Prantl, IV, 3*b* : 133-185 (1897),

Hill, A. W. — The monocotyledonous seedling of certain dicotyledons, with special reference to the *Gesneriaceae*. Ann. Bot., New Series, **2**, 5 (1938).

Joshi, A. C. — Evolution of the vegetative form in the *Gesneriaceae*. Curr. Sci. **7** : 234-236 (1938).

Schenk. — Morphologische und Anatomishe untersuchungen an der Galtung Streptocarpus Lindl. Bot. Arch. (1942).

Burtt, B. L. — *Gesneriaceae*, Flora of West Tropical Africa, Hutchinson & Dalziel,

Source : MNHN, Paris

2e éd., **2** : 381-383 (1963).
KWITON JONG. — Ph. D. Thesis, University of Edinburgh (1970).
BURTT, B. L. — Studies in the Gesneriaceae of the Old World. XXXI: some aspects of functional evolution. Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh, **30**, 1 : 1-10 (1970).
HILLIARD, O. M. and BURTT, B. L. — *Streptocarpus*, An African Plant Study. University of Natal Press, Pietermaritzburg, South Africa, 400 pp. (1971).

F.H. — Institut de Botanique
34 - MONTPELLIER.

A.D. — Mount Makulu Research Station
CHILANGA - ZAMBIA.

Source : MNHN, Paris